

## MOUVEMENTS DES DIATOMÉES II - SYNTHÈSE DES MOUVEMENTS \*

Jean BERTRAND

42, rue de Malvoisine 45800 Saint-Jean-de-Braye, France.

**RÉSUMÉ** - Pour la première fois, 136 espèces de diatomées raphidées, réparties en 27 genres, ont servi de base pour une étude générale des mouvements. Ceux-ci, lorsqu'ils sont observés dans ou sur le substrat naturel, sont complexes et d'analyse difficile, mais, peuvent être ramenés à trois types principaux en observation classique sur une lame de verre ou sous la lamelle couvre-objet. On définit alors les mouvements apicaux, transapicaux et polaires. Chaque famille est décomposée ensuite en trois ou quatre sous-familles. Cette étude a permis de mettre en valeur l'universalité ou la spécificité de certains mouvements et de faciliter la comparaison entre genres et espèces. Un tableau synthétique visualise tous ces comportements et peut servir de base de travail pour élaborer une théorie explicative des mouvements en accord avec la bio-mécanique.

**ABSTRACT** - For the first time, 135 raphid diatom species distributed into 31 genera, have been selected as a basis for a general study about movements. Those, when observed on natural substrata, are complex and difficult to analyse, but they can be reduced to 3 main families when watched on a glass slide with or without cover-slip. We can then define apical, transapical and polar movements. Each family is then divided into three or four sub-families. This study permitted to emphasize the universality or the specificity of certain motions and to make comparisons between genera or species. A synthetical table shows those behaviours and should be the basis for an explanatory motion theory in accordance with bio-mecanics.

**MOTS CLÉS** : Bacillariophyceae, diatomées, mouvements.

### INTRODUCTION

Depuis plus de cent ans que les mouvements des diatomées sont observés, il est surprenant de constater qu'aucun travail de synthèse de la description des mouvements n'a été réalisé. A notre connaissance aucune comparaison entre genres ou espèces, dans les milieux naturels ou artificiels n'a été publiée.

Toutefois, certains mouvements exécutés par un nombre restreint d'espèces ont été décrits. On peut citer notamment, Muller (1893 à 1909) et Lauterborn (1896) qui décrivent et étudient le mouvement apical. Wagner

\* Communication avec film vidéo présenté au 11ème Colloque de l'Association des Diatomistes de Langue Française à DOULAI - FRANCE du 23 au 27 Septembre 1990.

NOTA: La cassette video "Synthèse des mouvements des diatomées" montrant les séquences citées dans le texte peut être commandée à l'auteur en précisant le système PAL-SECAM-NTSC.



(1934) cite le "Mouvement pendulaire" tandis que Küster (1937) montre le mouvement transapical et que Peteler (1939) s'intéresse aux mouvements des colonies au sein du mucus. En 1940, Martens détaille les mouvements des particules entraînées par le raphé, sur trois espèces ; Zauer (1950) précise les évolutions de *Eunotia lunaris* et décrit trois mouvements élémentaires. Le pivotement polaire horizontal de *Navicula buderi* est analysé par Nullsch (1957). Drum & Hopkins (1966) signalent le mouvement hélicoïdal de *Pleurosigma angulatum* dans un tube de verre et les auteurs, dans la même étude, estiment que seul le crochet apical des raphés permet d'expliquer les mouvements polaires, mais, sans en donner de justification. Iwaza & Shimizu (1972) décrivent la mobilité de *Phaeodactylum tricorutum* Harper (1977) note brièvement le basculement latéral et le pivotement polaire d'une manière très générale, tandis que l'étude cinématographique de 6 espèces a permis à Edgar (1979) de déterminer finement la vitesse au cours du déplacement apical.

Le mouvement de *Ondotellu sinensis* est décrit pour la première fois par Pickett-Heaps *et al.* (1986), enfin, Round *et al.* (1990) montrent les courbes dessinées sur le substrat par 8 espèces dans leurs déplacements apicaux.

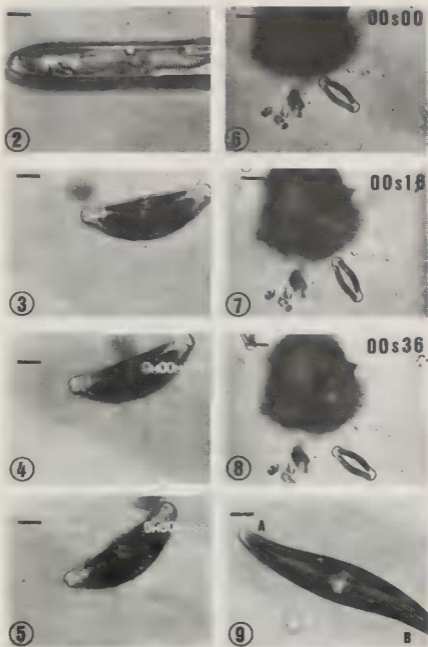
On constate que seul le déplacement apical a été abondamment étudié. Cet état paraît d'autant plus anormal que les théories explicatives élaborées par ces divers auteurs avaient pour but la compréhension des mouvements. Nous avons montré (Bertrand, 1991) qu'il était indispensable de prendre en compte également le basculement latéral, car, celui-ci, remettait en cause les dernières hypothèses explicatives du mouvement. Mais, il est évident que les autres mouvements tels que le pivotement polaire, vertical ou horizontal, ont une grande importance sur le plan de la biomécanique pour la compréhension des relations diatomées substrat. L'étude fine et exhaustive des divers mouvements devraient permettre d'isoler le facteur commun qui facilitera le choix de l'hypothèse la mieux adaptée. Il nous est donc apparu indispensable, avant d'étudier une hypothèse explicative, d'examiner l'ensemble des mouvements possibles d'un échantillon représentatif de la flore diatomique de France, comprenant 136 espèces de diatomées raphidées, incluses dans 27 genres, afin de vérifier, l'universalité ou la spécificité des mouvements et d'établir un tableau synthétique (Figure 1).

## MATÉRIEL - MÉTHODE

Le matériel vivant a été récolté dans la nature, conservé et étudié en respectant le protocole décrit par Bertrand (1990). Le substrat choisi pour observer les évolutions est la lame de verre et la lamelle couvre-objet. Dans cette étude des mouvements, il a été retenu uniquement ceux exécutés sur le verre en l'absence de support tels que la matière organique ou d'autres diatomées. Toutefois, à titre de comparaison, certaines observations ont eu lieu alors que les diatomées évoluaient sur des blocs de matière organique à mi-hauteur entre lame et lamelle. Toutes les observations ont été faites dans un espace de 125  $\mu$ m séparant la lame de la lamelle.

Dans le texte, lorsqu'il est écrit: mouvement sur la lame, il faut comprendre que la diatomée est en contact avec la face supérieure de la lame.

De même, les mouvements sous la lamelle sont exécutés lorsque la diatomée est en contact avec la face inférieure de la lamelle. Le matériel vidéo est le même que celui utilisé par Bertrand (1991). Il a permis de réaliser 5 Heu-



res 30 d'enregistrement dont il a été tiré une cassette d'extrait significatif de 14 minutes.

## RESULTATS

Tous les résultats sont exposés dans le tableau I mais, chaque famille de mouvements est détaillée ci-après. La terminologie utilisée dans la description des principaux mouvements des diatomées, peut être définie comme suit:

**Mouvement apical:** signifie glissement dans le sens de l'axe apical.

**Mouvement transapical ou basculement:** implique un mouvement de rotation autour de l'axe apical dans le plan transapical.

**Mouvement polaire ou pivotement:** signifie rotation autour d'un pôle dans le plan valvaire (horizontal) ou dans le plan apical (vertical) alors que le pivotement médian se traduit par une rotation autour du nodule central dans le plan valvaire ou apical.

### Déplacement apical:

Bien que très étudié, quelques particularités de ce mouvement semblent avoir échappé aux précédents auteurs ou remettent en cause certaines de leurs observations.

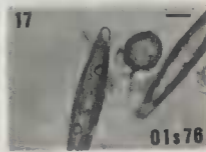
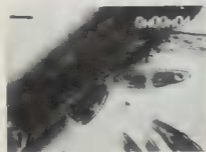
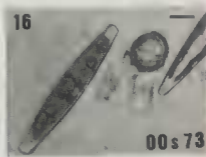
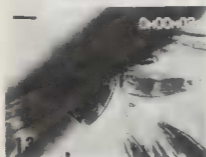
Le glissement apical avec une inclinaison du plan apical sur la verticale (Figure 2) est le fait de 6 % des espèces observées dans les genres *Pinnularia* et *Rhoicosphenia*. La cause de l'inclinaison pour *Rhoicosphenia* a été déterminée (Bertrand, 1991) mais, en ce qui concerne *Pinnularia* (50% des espèces du genre), la morphologie du frustule ne semble pas pouvoir être évoquée.

Le balancement du plan apical dans le sens transapical est présent dans 14 % des espèces réparties dans 10 genres. Nultsch (1956) l'avait signalé pour *Nitzschia communis*, mais les autres espèces du genre ont le même comportement. Pour *Rhoicosphenia* et *Achnanthes* dont une des valves est concave, le balancement provient de la rupture de l'équilibre dynamique et, pour les *Nitzschia*, nous pensons que les causes doivent être identiques, puisque la progression s'effectue sur l'arête qui porte le raphé. Cependant, pour les genres tels que *Pinnularia* (3 espèces), *Gomphonema* (3 espèces) *Stauroneis acuta*, cette cause ne peut être invoquée, et il faudrait chercher la raison ailleurs.

Le glissement en arc, parallèle à la courbure du raphé n'a été rencontré que dans un exemple incontestable. En effet, *Rhopalodia gibba* n'a jamais été observé effectuant un déplacement en ligne droite. En revanche, *Hantzschia*

NOTA: Toutes les représentations photographiques ont été prises sur écran de téléviseur à partir du film vidéo enregistré.

Fig. 2 - Glissement oblique transapical de *Pinnularia viridis*, l'inclinaison du plan apical est de 22° par rapport à la verticale. - Fig. 3 - 4 - 5 - Glissement en courbe de rayon opposé à la courbure du raphé de *Cymbella tumida*. Le rayon de circulation est d'environ 110 µm. - Fig. 6 - 7 - 8 - Glissement avec oscillations latérales de *Navicula capitata*. On remarque le brusque changement d'orientation à chaque séquence de + 15° à - 10° par rapport à la Fig. 6. - Fig. 9 - Glissement sur le raphé arrière de *Gyrosigma acuminatum*. La pointe A est plus élevée que la pointe B. - Echelle 10 µm.



*amphioxys* et, plus encore *Cymbella tumida* qui a fait l'objet d'enregistrement vidéo (Fig. 3,4,5), ont des glissements parallèles ou opposés à la courbure du raphé. Ces observations contredisent les affirmations de Drum & Hopkins (1966) qui pensaient que la forme du raphé déterminait avec certitude la trajectoire de la diatomée.

L'oscillation du plan apical dans le plan horizontal (Figure 6, 7, 8) a été observée chez 35 espèces réparties dans 13 genres, c'est donc un phénomène courant qui est fréquent chez *Navicula* (60 %). Il est le fait, surtout, d'espèces de faible longueur, mais, chez *Cymbella* (50%) la taille ne semble pas toujours être le facteur déterminant. En ce qui concerne les *Eunotia*, l'oscillation latérale peut s'expliquer par l'action alternative des deux raphés moteurs, lorsque la diatomée repose sur sa surface connective.

Le glissement sur la branche arrière du raphé (pente du plan valvaire de 3 à 10°) (Figure 9) est le fait de *Navicula* (50 %), *Gyrosigma*, *Pleurosigma* et *Stauroneis*. La progression s'effectue donc sur une très petite portion du raphé arrière, comme l'a montré Edgar (1979). Mais, cette attitude n'est pas constante, et le glissement peut s'effectuer sur toute la longueur.

Le glissement sur la branche avant du raphé (Figure 10 et 11) semble peu utilisé (4,7 % des espèces observées) et, ce sont surtout les *Cymbella* qui ont ce comportement, mais, *Navicula tripunctata*, *N. pygmaria*, *Pleurosigma angulatum*, *Gyrosigma acuminatum* peuvent adopter temporairement ce mode de progression.

Le déplacement par roulement est utilisé uniquement par les *Surirellées* de forme circulaire ou peu allongée.

On peut citer *Cymatopleura elliptica*, *Campylodiscus noricus*, *Surirella ovalis*, *S. spiralis*. Ce phénomène s'explique en analysant les forces nécessaires au déplacement, issues des raphés, réparties sur toute la circonférence. Si tous les raphés sont en contact en même temps, les forces s'annulent et il n'y a pas progression mais, s'il n'y a qu'une faible portion de raphé en contact avec le substrat, alors le mouvement de roulement s'établit de lui-même. Cependant, dans le cas de *Campylodiscus noricus* le déplacement beaucoup plus complexe est engendré par des basculements et des pivotements de 90°. Ce comportement est imposé par la forme en "selle de cheval" du frustule. Le mouvement hélicoïdal de *Cylindrotheca gracilis* et de *Surirella spiralis* peut être également inclus dans cette famille de déplacement car, c'est le "roulement" sur le raphé qui engendre le déplacement apical et simultanément le mouvement transapical.

Le déplacement sur la face connective a été observé chez 28 % des espèces de l'échantillon, mais 24 % des espèces recensées appartiennent à des genres à raphés latéraux ou excentrés. On trouve notamment *Amphora*, *Bacillaria*, *Cylindrotheca*, *Eunotia*, *Nitzschia*, *Hantzschia*, *Cymatopleura*, *Surirella*, *Campylodiscus*, *Entomoneis*. Cette progression est normale pour ces

Fig. 10 - 11 - Glissement sur le raphé avant de *Cymbella tumida*. La diatomée garde une orientation rigoureuse dans sa progression le long de la trajectoire déterminée par le raphé avant. - Fig. 12 - 13 - 14 - Basculement transapical de *Rhoicosphenia abbreviata*. En 12: Repos sur la face connective. En 13: Diatomée en cours de rotation transapicale. En 14: position valvaire. - Fig. 15 - 16 - 17 - Basculement transapical de *Navicula radiosa*. En 15: Position sur la face connective. En 17: Position valvaire. - Echelle 10 µm.

espèces, puisque, une branche au moins du raphé est toujours en contact avec le substrat.

Cependant, il reste quatre espèces à raphé axial qui posent problème, car Harper (1967) avait montré sur *Pinnularia major* que la sécrétion déposée sur le substrat par le raphé créait un appui. Or, dans les observations de quelques individus de *Cymbella erhenbergii*, *C. caespitosa*, *Achnanthes hungarica*, *Rhoicosphenia abbreviata*, il n'a jamais été observé d'appui formé par un bloc de mucus ou de matière organique comme nous l'avons montré, (Bertrand, 1990) dans une séquence vidéo sur cette dernière espèce. Ces déplacements rares s'effectuent toujours sur de courtes distances de 30 à 40 micromètres au maximum.

En revanche, le déplacement sur la face connective, lorsque la diatomée à raphé axial est en contact avec une parcelle de matière organique, si petite soit elle, est courant. La proportion des espèces circulant la face connective sous la lamelle (32 %) n'est pas significativement différente de la progression sur lame (28 %).

#### Mouvement transapical (Basculement latéral) (Figures 12 à 17)

Bien que très rarement décrit, ce mouvement est exécuté par 62% des espèces dans le sens face valvaire vers face connective, contre 76 % en sens inverse. C'est donc un phénomène général et il concerne tous les genres. Toutefois, ce comportement n'a pas été observé chez *Anomoeoneis*, *Caloneis*, *Campylodiscus*, mais cela ne veut pas dire qu'ils en soient incapables, vraisemblablement leur exécution doit être plus rare que chez les autres espèces observées. Quant à *Bacillaria paradoxa* il n'a pas été observé individuellement en mouvement au cours de cette étude.

Le basculement latéral de la diatomée en contact sous la lamelle a été observé moins fréquemment (17 % des espèces); ce mouvement est plus rare que sur la lame elle-même d'environ 50 %, toute proportion gardée. Il peut être exécuté en l'absence de tout support autre que la lame de verre en une fraction de seconde ou très lentement. Le basculement est fréquent lorsque la diatomée est en appui latéral sur de la matière organique (quelques microns suffisent généralement). Il est indifférent que la position de départ soit la face valvaire ou connective.

#### Mouvements polaires horizontaux (Figures 18 à 23) ou verticaux (Figures 24 à 26)

Les mouvements polaires décrits par Wagner (1934) et Nutsch (1957) sur *Navicula bialeri* sont exécutés par 67 % des espèces incluses dans 26 genres pour le pivotement horizontal et 64 % incluses dans 27 genres pour le pivotement vertical. C'est également un phénomène général et qui concerne tous les genres. Si les genres *Anomoeoneis*, *Caloneis*, *Mastogloia*, *Bacillaria* n'ont pas fait l'objet d'observation, c'est surtout en raison de leur faible représentation dans nos récoltes.

Le pivotement médian horizontal n'a été observé que sur 27 % des espèces et le pivotement vertical médian est encore plus rare (8 %). Cette faible proportion est normale car pour exécuter ce mouvement, dans le plan vertical, il faut un support élevé, tel que de la matière organique et de l'espace entre lame et lamelle, ce qui est rarement le cas avec le mode d'observation classique. Sous la lamelle ces mêmes mouvements sont sensiblement moins communs 21 % pour les horizontaux et 18 % pour les verticaux. Cette fréquence est statisti-



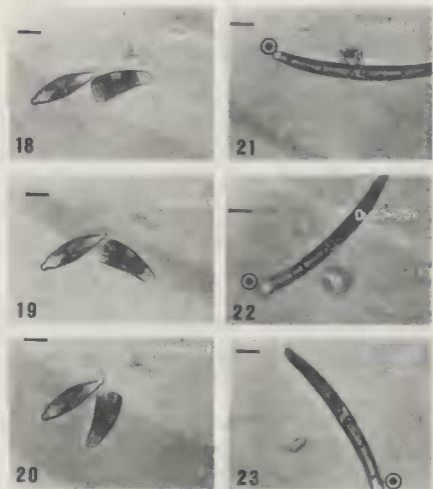


Fig. 18 - 19 - 20 - Pivotement polaire horizontal de *Rhoicosphenia abbreviata* sur la face connective. - Fig. 21 - 22 - 23 - Pivotement polaire horizontal de *Eunotia lunaris* sur la face valvaire. En \* le point fixe de pivotement. - Echelle 10  $\mu$ m.

quement trop faible par rapport au nombre d'espèces qui progressent sous la lamelle.

On pourrait donc penser que l'opération est plus délicate à effectuer lorsque la diatomée est en contact avec le dessous de la lamelle, ce qui est étonnant, car la force de gravitation devrait, au contraire, faciliter les mouvements.

### Mouvements polaires coniques

Ce mouvement est exécuté dans l'espace aquatique avec pour seul point de contact une extrémité de la diatomée, l'autre extrémité décrivant un cercle dans un plan horizontal ou vertical avec un angle très variable de 30 à 70° par rapport à l'axe de rotation. Il a été observé chez 4 espèces *Gyrosigma acuminatum*, *Nitzschia linearis*, *Pinnularia gibba*, *Rhopalodia gibba*.

Une rotation transapicale peut être réalisée simultanément ou non avec le mouvement conique ; elle est assez fréquente dans tous les genres.

### Mouvements dans un plan vertical

Deux espèces ont été étudiées dans leurs évolutions sur un plan vertical *Rhoicosphenia abbreviata* pour sa morphologie particulière et *Nitzschia sigmaïdea* pour l'excentricité des raphés. Les mouvements et les attitudes n'étant pas significativement différents de ceux effectués sur un plan horizontal, nous n'avons pas estimé nécessaire de généraliser l'étude à d'autres espèces.

### Mouvements dans l'espace aquatique (Figure 27, 28, 29)

L'observation des diatomées sur un bloc de matière organique permet de constater la complexité des mouvements exécutés lors des déplacements. Six espèces ont été filmées en vidéo: *Gomphonema acuminatum*, *Cocconeis pediculus*, *Nitzschia linearis*, *Navicula tripunctata*, *N. trivialis*, *Cymbella affinis*. Lorsque la diatomée est posée sur une pointe de débris organiques de quelques microns, on peut voir des glissements sur toute la longueur de la diatomée, des allers et retours rapides en des points quelconques le long du raphé, des pivotements médians de 360° ou plus, en moins d'une seconde, avec glissements simultanés ou non, des pivotements coniques avec basculement latéral, simultanés ou non. Compte tenu de la diversité des genres observés, quoique peu nombreux, on peut estimer que ce doit être un phénomène général.

## DISCUSSION

Harper (1977) qualifiait "d'artefacts partiels" les observations par Zauer (1950) des mouvements sur lame de verre de *Eunotia linearis* et les mouvements hélicoïdaux dans un tube de verre de *Gyrosigma acuminatum* par Drum & Hopkins (1966). Cette assertion nous paraît impropre, car, les mouvements sur lame de verre sont bien réels et les diatomées orientent leur frustules sur le substrat, au cours des déplacements, en fonction de leur morphologie afin de développer l'effort minimum nécessaire à leur progression. Toutefois, l'observation sur lame de verre, impose des contraintes aux diatomées et il serait plus juste de parler de "facteurs limitatifs des mouvements". Cette limitation permet alors de décomposer en mouvements élémentaires (Figure 1) des déplacements qui sont très difficiles d'analyse lorsqu'ils s'effectuent sur les substrats naturels.

Cette simplification admise, un certain nombre de points, décrits plus avant, méritent réflexion et, nous conduisent à suggérer une explication. Ainsi, les mouvements oscillants horizontaux, les pivotements médians horizontaux, et les courbes décrites par les diatomées sur le substrat peuvent être attribués à une même cause ; on peut penser que l'adhésion de la diatomée sur le substrat n'est pas identique de part et d'autre du raphé, créant ainsi une force de pivotement. Ceci expliquerait très simplement que de très nombreuses diatomées à raphé axial glissent en suivant des courbes, comme l'a montré Nultsch (1956) et Round *et al.* (1990).



Fig. 24 - 25 - 26 - Pivotement polaire vertical de *Gyrosigma acuminatum*. En 24: Inclinaison de 10°. En 25: Inclinaison de 60°. En 26: La diatomée est vue suivant son axe transapical avec une inclinaison de 90°. - Fig. 27 - 28 - 29 - Evolution dans l'espace de *Gomphonema acuminatum* sur une pointe de quelques microns de matière organique. Le pivotement de 180° est exécuté en 0,8 seconde. En 28: Orientation verticale.

L'explication des trajectoires courbes des *Nitzschia* s'inscrit également dans cette hypothèse, puisque les carènes sont dissymétriques et les raphés excentrés. Toutefois, la progression sous la lamelle en position connective de *Nitzschia linearis* ou de *N. dubia*, alors que la diatomée est sollicitée par la force de gravitation, pose un problème. Il n'est pas simple d'imaginer les moyens utilisés pour obtenir une adhésion de la face connective lors de la progression, alors que les éléments moteurs du raphé sont situés sur un seul côté de la valve.

De même le cas de *Amphora montana*, étudié par Nultsch (1956) est intéressant car, la diatomée décrit des courbes et des droites alors qu'il semble que ses raphés soient en contact avec la lame de verre. Dans cet exemple, ce serait la différence de vitesse de propulsion entre les deux raphés parallèles qui engendrerait ce résultat. D'autre part, le déplacement, sur un raphé en contact avec la lame de verre, des Nitzschiacées et des Surirellacées pose un délicat problème d'équilibre dynamique. Il est pourtant banal d'observer *Cymatopleura solea* ou *Surirella robusta* glissant en parfait équilibre sur une aile et dans le cas d'*Entomoneis alata*, c'est même le seul mode de progression sur la lame de verre. De même l'origine des mouvements transapicaux des diatomées n'est pas résolu. En effet, lorsque les diatomées à raphé axial sont sur la face connective, le raphé est situé à grande distance du substrat pour certaines espèces, et il existe un réel problème de bio-mécanique pour obtenir le basculement latéral. Celui-ci a été étudié, sans pouvoir conclure, par Bertrand (1991), pour *Rhoicosphenia abbreviata* et l'étude devrait être poursuivie pour d'autres espèces.

Quand aux genres à raphés latéraux telles que *Cymatopleura*, *Surirella*, la résolution du problème posé par le mouvement transapical n'est pas plus simple car, lorsque ces diatomées sont en position valvaire ou connective, elles sont en équilibre statique et dynamique et, le basculement nécessite un certain nombre d'actions qui ne sont pas prévues dans les théories actuelles. De même, les mouvements polaires, horizontaux, verticaux ou coniques ainsi que les évolutions dans l'espace s'avèrent d'analyse très délicate, posant le problème de l'équilibre dynamique, des relations diatomées-substrat et des forces mises en jeu pour exécuter les mouvements.

#### REMERCIEMENTS

L'auteur remercie tout particulièrement Mr M. Coste pour avoir accepté de relire le manuscrit et d'apporter d'utiles suggestions. Mr le Professeur Bourrelly pour l'accès à la bibliothèque du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Enfin à ma fille Catherine pour le travail ingrat de secrétariat.

- o -

Tableau I - Mouvements des diatomées par genres et par espèces. On note: - Mouvement apical sur lame (L.L.) et sous lamelle (L.) en face valvaire (fv) et face connective (fc). - Mouvement polaire sur lame et sous lamelle pour les pivotelements horizontaux (Hz) ou verticaux (Vt) en position extrémité (Et) ou médiane (Md). - Mouvement transapical sur lame et sous lamelle en face valvaire et face connective.

DIEP SPECIES	APICAL						POLARIS						TRANSAPICAL						DISTRIBUTION (PARTICULARS)
	LL		UL		L'		I'		I		LL		UL						
	SV	PC	PC	PC	HZ	VT	HZ	VI	HZ	VI	SV	PC	PC	PC					
					st	nd	st	nd	st	nd	st	nd							
<i>Phragmites</i> Kütz																			
<i>brachydes</i> Agardh	x	x		x	x						x	x							
<i>capitata</i> <i>Brakke</i>	x										x	x							
<i>benetiana</i> Grun	x	x		x	x														
<i>longicosta</i> <i>Brakke</i>	x																		
<i>linearis</i> , <i>M. Smith</i>	x			x							x	x							
<i>minutissima</i> Kütz	x						x				x	x							
<i>capitata</i> , <i>Agardh</i> Kütz																			
<i>belliniana</i> Kütz	x			x	x						x	x							
<i>Asphera</i> Ehr																			
<i>ovalis</i> Kütz	x	x	x	x	x	x					x	x	x	x	x				
<i>officinaria</i> ( <i>Agardh</i> )	x	x			x	x					x	x							
<i>Asphera</i> Ehr <i>linearis</i>																			
<i>linearis</i> (Ehr) <i>Clava</i>	x				x						x	x							
<i>epithemata</i> <i>Forst</i>	x	x			x														
<i>Frulliana</i> <i>Swain</i>																			
<i>capitata</i> Swain		x																	
<i>linearis</i> Clava																			
<i>epithemata</i> ( <i>Bory</i> ) Cl	x							x											
<i>linearis</i> (Ehr) <i>Clava</i>	x																		

GÈNERE ÉCRITES	APICAL				POLAIRE								TRANSAPICAL				OBSERVATIONS PARTICULIÈRES
	I <sub>1</sub>		I <sub>2</sub>		II				I				II <sub>1</sub>		I <sub>2</sub>		
	FV	PC	FC	FC	IV	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI		
					ec	nd	ot	st	st	nd	ot	st					
<i>Chamaelidion</i> Sav.																	
<i>horicus</i> Koenig	x	x			x												
<i>bonomeg</i> Koenig																	
<i>pediculus</i> Fla.	x				x								x	x		Pivotement vertical de 100°	
<i>lyngula</i> Ehrh.	x		x		x		x	x		x			x	x			
<i>Cyrtodactylus</i> Sav.																	
<i>capillus</i> (Brullé) Sav.	x	x	x	x	x											Mouvement rotatif transapical	
<i>capitulum</i> Sav.																	
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith	x							x					x	x		Épiphore sur rotation	
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith	x	x	x	x	x			x		x			x	x	x	Épiphore sur 1 angle	
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith																	
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith	x																
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith	x																
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith	x																
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith	x																
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith	x																
<i>capitulum</i> (Brullé) Smith	x	x			x	x							x	x		Épiphore sur 1 angle	

ORDRE ESPÈCES	APICAL				POLAIRE						TRANSAPICAL				OBSERVATIONS PARTICULIÈRES
	LL		L		LL			L			LL		L		
	EV	FC	EV	FC	RT	VT	RZ	VI	EV	FC	EV	FC			
					et nd	et nd	et nd	et nd	et nd						
<i>Hydrurus</i> Zurabie	x				x							x	x		
<i>Leptoclela</i> (Ehr) Kirch	x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	Glissement sur l'extrémité ou ligne droite	
<i>Leptoclela</i> (Ehr) Kützinger	x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Microcephala</i> Grunow	x		x												
<i>Polysiphonias</i> Apletz	x				x	x	x								
<i>Polysiphonias</i> M. Smith	x														
<i>Polysiphonias</i> (Berk) Cleve	x		x		x							x	x		
<i>Polysiphonias</i> (Breb) van Heurk	x		x		x	x	x				x	x	x	Glissement sur l'arête de la face convexe	
<i>Polysiphonias</i> Kützinger	x		x		x	x					x	x	x	Glissement sur l'arête de la face convexe	
<i>Diploneis</i> Ehrenberg															
<i>Diploneis</i> (Ehr) Ehr	x		x		x	x									
<i>Diploneis</i> (Kütz) Cleve	x		x		x	x						x	x		
<i>Diploneis</i> (Schum) Cleve	x				x	x						x	x		
<i>Diploneis</i> (Breb)															
<i>Diploneis</i> (Kütz) Breb	x	x	x					x				x	x		
<i>Diploneis</i> (Ehr) Kützinger	x							x				x	x		
<i>Diploneis</i> Ehrenberg															

GENRE ESPÈCES	APICAL				PILATRE								TRANSAPICAL				OBSERVATIONS PARTICULARIERS
	LI.		I.		LI.				L.				LL.		L.		
	FV	FI	FV	FI	IZ	VI	IZ	VI	IZ	VI	FV	FI	FV	FI			
					ul	ul	ul	ul	ul	ul	ul	ul	ul	ul			
<i>biocellula</i> W. Smith	x	x											x	x			Glissement en crabe
<i>spargis</i> (Ehr.) Guen.	x	x	x	x	x		x		x				x	x			Pivoteaux pilaire H. de 720°
<i>marginalis</i> (Ehr.) Rabh.	x	x	x	x	x		x	x	x				x	x			Pivoteaux verticaux de 140° au face convention
<i>pirocrata</i> Ehrenberg	x	x			x								x	x			Glissement en crabe
<i>frustrata</i> Ehrenberg																	
<i>rhomboides</i> (Ehr.) de Tont.	x				x		x						x	x			
<i>vulgata</i> (Thw.) de Tont.	x		x										x	x			
<i>gambosana</i> Agardh																	
<i>acuminatum</i> Ehrenberg	x		x		x	x	x	x					x	x			Trajet en plan
<i>angustatum</i> (Ehr.) Rabh.	x		x				x		x				x	x	x	x	
<i>angustatum</i> Ehrenberg	x		x				x		x				x	x			
<i>truncatum</i> Ehrenberg	x		x				x		x				x	x			
<i>fragile</i> Ehrenberg	x		x		x	x	x	x					x	x			
<i>glabratum</i> Ehrenberg	x		x				x		x				x	x			
<i>glabratum</i> (Horn) Rabh.	x								x				x	x			
<i>cyrtatum</i> Marschall																	





GENRE ESPÈCES	APICAL				VOLAIRE								TRANSAPICAL				OBSERVATIONS PARTICULIÈRES
	II.		I.		II.				I.				II.		I.		
	FV	FC	FV	FC	RF	VF	RZ	VI	VF	VI	FV	FC	FV	FC			
					st	nd	st	nd	st	nd	st	nd	st	nd			
<i>goepfertiana</i> (Blasch) Sot	x		x		x	x							x	x			Glissement sur branche du raphé RF
<i>ignicolata</i> (Agh) Ehr	x		x		x	x							x	x			
<i>lapvicijsa</i> Kützing	x		x		x												
<i>oblonga</i> Kützing (Ehr) Grun.	x		x		x												
<i>pervicia</i> Hustedt	x		x		x	x		x					x	x			
<i>plumetina</i> (Ehr) Kützing	x		x		x	x		x					x	x			Attraction notable organique distance II - III
<i>potensilla</i> Grunow	x		x														
<i>pyralis</i> Kützing	x				x	x		x					x	x			Glissement sur branche du raphé AV
<i>perpall</i> Kützing	x				x	x		x					x	x			
<i>radinea</i> Kützing	x		x		x	x		x					x	x			Glissement sur branche du raphé AR : 1°
<i>salicinarum</i> Grunow	x		x		x	x		x					x	x			
<i>viridicincta</i> Grunow	x		x		x	x		x					x	x	x		
<i>schlotheimia</i> Grunow	x				x	x		x					x	x			
<i>crispicincta</i> (O. Müll) Pory	x		x		x	x		x					x	x	x		
<i>trivialis</i> Lange Sot	x		x	x									x	x			Glissement sur branche raphé AR : 5°30' 190°
<i>viridula</i> (Kütz) Ehr	x		x		x	x		x					x	x			Glissement sur branche raphé AR : 4°
<i>viridula</i> var. <i>costellata</i> (Kütz.) Clave	x		x		x	x		x					x	x	x		
<i>Rejdium</i> Pfitzer																	



CLASSE ESPÈCES	APICAL		POLAIRE						TRANSAPICAL				OBSERVATIONS PARTICULIÈRES	
	L		LL			L			LL		L			
	IV	IC	FV	FC	RZ	VI	RZ	VI	FV	FC	FV	FC		
					at	ad	et	nl	st	ad	et	nd		
<i>missoides</i> (Nützsch) S. Germ.	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>stramonium</i> Ebenhorst	x	x	x	x										
<i>tryblionella</i> Kuntze	x	x	x	x										
<i>viridiplatys</i> (Kütz.) Kuntze	x	x	x	x										
<i>pinularis</i> Ehrenberg														
<i>acromorphus</i> Ebenhorst	x	x	x	x										
<i>brobissonii</i> Kuntze														
<i>axillaris</i> W. Smith	x	x	x	x										Glissement sur les côtés sous I.
<i>monticola</i> Lange	x	x	x	x										
<i>regilla</i> (Kütz.) Clave	x	x	x	x										
<i>ella</i> Ehrenberg	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	Glissement antique sur les côtés sous I.
<i>globosa</i> Ehrenberg	x	x	x	x										
<i>hemisphaera</i> (Kütz.) Clave	x	x	x	x										
<i>major</i> (Kütz.) Esb.	x	x	x	x										Glissement sur les côtés sous I.
<i>schlegelii</i> (Ehr.) W. Smith	x	x	x	x										
<i>nobilis</i> Ehrenberg	x	x	x	x										
<i>major</i> Ehrenberg	x	x	x	x										
<i>schroederi</i> (Kütz.) Kuntze	x	x	x	x										Glissement sur les côtés sous I.

NOM DE ESPECES	APICAL				POLAIRE				TRANSAPICAL				OBSERVATIONS PARTICULIÈRES	
	LL		UL		LL		UL		LL		UL			
	FV	FC	FV	FC	RZ	VT	RZ	VT	FV	FC	FV	FC		
					et	nd	et	nd						
<i>subcapitata</i> Bleeker	x		x					x	x	x	x	x		
<i>viridis</i> (Ritz) Kriehberg	x		x		x									Glissement sur les côtés (22°/VT)
<i>planicollis</i> W. Smith														
<i>angulata</i> Quaker	x		x			x				x	x			Glissement sur côtés AV ou AR
<i>elongata</i> W. Smith	x				x	x	x			x	x			Glissement sur côtés AV ou AR
<i>oblongata</i> Grunow														
<i>oblongata</i> (Ag.) Lange Bertalot	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	Glissement sur les côtés AV ou AR
<i>rhomboides</i> O. Müller														
<i>rhomboides</i> (Ehr) O. Müller	x				x	x				x	x			Fixement côtés AV
<i>parallela</i> (Grunow) O. Müller	x	x	x	x		x				x	x			
<i>scotipectus</i> Grunow														
<i>trixida</i> (Ehr.) Raben	x		x		x	x				x	x			
<i>stauroneis</i> Kriehberg														
<i>gusta</i> W. Smith	x									x	x			Arrangement de 4 cellules assemblées
<i>angusta</i> Kriehberg Kriehberg	x		x		x	x		x	x	x	x	x	x	Glissement sur côtés AR
<i>luculentissima</i> Kriehberg Ehr	x		x		x	x		x	x	x	x			Glissement sur côtés AV (pente 11°)

GENRE ESPÈCES	APICAL				POLAIRE						TEARSAPICAL				OBSERVATIONS PARTICULIÈRES
	LL		L		LL			L			LL		L		
	FV	FC	FV	FC	Hz	VT	Hz	VT	FV	FC	FV	FC			
					et	nd	et	nd	et	nd	et	nd			
<i>smithii</i> Grunow	x				x	x						x	x		
<i>Eurirella</i> Turpin															
<i>elegans</i> Ehrenberg	x														
<i>biserialis</i> Prebisson	x	x										x	x		
<i>linearis</i> W. Smith	x	x				x						x	x		
<i>ovata</i> Kützing	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>ovata</i> v. <i>pinnata</i> W. Smith	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>tobiana</i> Ehrenberg	x	x	x	x	x	x						x	x		
<i>crustalis</i> Kützing	x	x													

## BIBLIOGRAPHIE

- BERTRAND J., 1990 - La vitesse des diatomées. *Diatom Research* 5(2): 223-239.
- BERTRAND J., 1991 - Mouvements des diatomées I. L'équilibre dynamique chez *Rholicosphenia abbreviata* - *Cryptogamie, Algol.* 12(1): 11-29.
- DRUM R.W. & HOPKINS J.T., 1966 - Diatom locomotion, an explanation. *Protoplasma* 62: 1-23.
- EDGAR L.A., 1979a - Diatom locomotion. Computer assisted analysis of cine film - *Brit. Phycol. J.*, 14: 83-101.
- EDGAR L.A., 1979b - *Diatom locomotion*. PH. D. Thesis, University of Bristol.
- HARPER M.A., 1967 - Measurements of diatom adhesion and their relationship with movement. *Brit. Phycol. J.* 3(2): 195-207.
- HARPER M.A., 1977 - Movements. In WERNER D. (Ed.), *The biology of diatoms*. Blackwell, Oxford, pp. 224-249.
- IWASA K. & SHIMIZU A., 1972 - Motility of the Diatom, *Phaeodactylum tricornutum*. *Exp. C. Res.* 74: 552-558.
- KÜSTER E., 1936 - Die Gallertbildungen der *Amphipleura rutilans*. *Arch. Protistenk.* 88: 221-235.
- LAUTERBORN R., 1896 - *Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen* Engelmann, Leipzig, 165 p.
- MARTENS P., 1940 - La locomotion des diatomées. *La cellule* 48: 277-306
- MÜLLER O., 1889-1909 - Die Ortsbewegung der Bacillariaceen betreffend I-VII. *Ber. Deutsch. bot. Ges.* 11: 571-576 (1893) 12: 136-143 (1894), 14: 54-64 (1896), 14: 112-128 (1896), 15: 70-86 (1897), 26: 676-685 (1908), 27: 27-43 (1909).
- NULTSCH W., 1956 - Studien über die Phototaxis der Diatomeen. *Arch. Protistenk.* 101: 1-68.
- NULTSCH W., 1957 - Die Bewegung der Diatomeen. *Mikrokosmos* 46: 220-227.
- PETELER K., 1939 - Über *Nitzschia closterium*. *Ber. Oberh. Ges. Naturkeilk. Giessen.* 19: 122-161.
- PICKETT-HEAPS J.D., HILL D.R.A. & WETHERBEE R., 1986 - Cellular movement in the centric diatom *Odontella sinensis*. *J. Phycol.* 22: 334-339
- ROUND F.E., CRAWFORD R., M. & MANN D.G. (1990) *The diatoms biology and morphology of the genera*. Cambridge Univ. Press, 747 p.
- WAGNER J., 1934 - Beiträge zur Kenntnis der *Nitzschia putrida* insbesondere ihrer Bewegung. *Arch. Protistenk.* 82: 86-113.
- ZAUER C.M., 1950 - Movement of *Eunotia lunaris* in connection with the problem of locomotion of diatom in general Dokl. Akad. Nauk S. S. S. R. 72: 1131-3 (in Russian).